动 物 学 研 究 2013，Feb. 34(1): 14−20 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI：10.3724/SP.J.1141.2013.01014

饰纹姬蛙求偶鸣声特征分析

韦 力，邵伟伟，林植华*

丽水学院 生态学院，浙江 丽水 323000

摘要：2012 年 5 月，用 SX950 录音笔和 Praat 声音分析软件对浙江丽水繁殖季节饰纹姬蛙(*Microhyla ornata*)求偶鸣声进行录制和特征分析。结果表明，饰纹姬蛙发出的求偶鸣声具有单一谐波鸣声结构、多脉冲(7、9～16)及纺锤形振幅等特征；所有鸣声主频率范围为 1.22～4.09 kHz (*n*=233)，且由不同脉冲数组成的鸣声主频率平均值几近相等；叫声时程随脉冲数的增加而增大，脉冲时程在不同脉冲数鸣声中的大小几近相等，但最后一个脉冲的时程大小≤其他脉冲；脉冲间隔与叫声时程则刚好相反，即叫声时程越短，脉冲间隔就越大。在 7 个脉冲的鸣声中，其脉冲间隔最大，脉冲率最小；而在 16 个脉冲的鸣声中，脉冲间隔则最小，脉冲率最大。除 7 个脉冲和 16 个脉冲鸣声的脉冲率分别与其他鸣声存在显著性差异以外，随着叫声时程和脉冲数的增加，脉冲率也出现相应变化。在声强方面，除 16 个脉冲鸣声与其余所有的脉冲鸣声出现显著性差异以外，其他脉冲鸣声之间的两两比较差异不显著。丽水种群与其他 5 个地理种群(杭州、宣城、Karnoor、Bajipe 和 Padil)的鸣声特征比较显示饰纹姬蛙在不同地理种群的鸣声结构相似，而鸣声主频率、叫声时程、脉冲时程及脉冲率等在 6 个地理种群种均出现不同程度的差异。了解不同物种的声信号特征有助于更好地理解动物通讯行为及其进化特点。

关键词：无尾类；求偶鸣声；饰纹姬蛙；叫声参数；种群比较

中图分类号：Q915.863 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)01-0014-07

Characteristics of courtship calls of *Microhyla ornata* (Anura: Microhylidae)

Li WEI, Wei-Wei SHAO, Zhi-Hua LIN*

College of Ecology, *Lishui University*, *Lishui* 323000, *China*

Abstract: During breeding season in May, 2012, we recorded and analyzed the courtship calls and the acoustic parameters of the male *Microhyla ornate* in Lishui, Zhejiang province using an IC recorder (SX950) and the sound software Praat. We observed that the male *M. ornate* produced calls characterized by a single harmonic call structure, multiple pulses (7, 9−16) and spindle amplitudes. Analyses of the calls revealed several interesting findings: the dominant frequency of all calls ranged from 1.22−4.09 kHz (*n*=233); their average values composed of different numbers of pulses were similar and that call duration increased with numbers of pulses; and pulse duration among different multi-pulse call groups was nearly identical, but it was equal or less in the last pulse than other pulses. By contrast, our analyses also showed that pulse interval was negatively correlated with call duration, i.e. the shorter in call duration, the longer in pulse interval among the different numbers of pulses call groups. Within the 7-pulse call group, calls exhibited the largest in pulse interval and the smallest in pulse rate, while those calls in 16-pulse were the opposite. Except that the 7- and 16-pulse call groups were both significantly different in pulse rate with other multi-pulse call groups, we found that pulse rates expressed different variations between pair-wise comparisons of the remaining call groups. As for call intensity, significant differences were only found between the 16-pulse call group and the other call groups, while pairwise comparisons of the remaining groups were not significant. After conducting our initial analyses, we compared the calls of the *M. ornate* population from Lishui with populations from five other localities—Hangzhou, Xuancheng, Karnoor, Bajipe and Padil—and found that the call structures were similar among the different populations, being single harmonic, while we observed differences in call dominant frequency, call duration, pulse duration and pulse rate among the six populations. This research should prove useful to in furthering our understanding of the acoustic properties of species-specific calls as well as their behavior

收稿日期：2012-08-21；接受日期：2012-11-05
基金项目：国家自然科学基金资助项目 (30970435, 31270443)；丽水市科技计划项目 (20110426)
*通信作者 (Corresponding author)，E-mail: zhlin1015@126.com
第一作者简介：韦力，男(1979−)，博士，主要从事动物生态学和种群遗传学研究

and the evolution of their communication, thereby providing a robust insight into the reproductive traits among different geographical populations of a species.

Keywords: Anura; Courtship call; *Microhyla ornate*; Call parameters; Population comparison

动物声通讯研究始于上世纪, 涉及的领域包括动物行为学、发育生物学、内分泌学、进化生态学和神经生物学等(Ryan, 2001)。一些物种的声音特征具有一定的变异性, 受环境条件如气温(Giacoma et al, 1997; Navas & Bevier, 2001)、繁殖聚集时个体间的相互作用(Wells, 1977)以及个体特征(如大小和体重)(Robertson, 1986; Giacoma et al, 1997)等因素的影响。雌体性选择指标模型或“优良基因”模型认为：雌体交配选择以雄体的某些行为或形态特征作为其遗传品质的依据(Zahavi, 1975), 与高遗传品质雄体交配可视为雌体交配选择的进化动力或维持依据。优良基因指标特征包括求偶鸣声(Houtman, 1992; Ritchie et al, 1995)、行为炫耀(Borgia, 1985; Parri et al, 1997)、鲜艳体色(Nicoletto, 1993; Norris, 1993)及其他形态特征等(Reynolds & Gross, 1992; von Schantz et al, 1989)。这些特征不仅可以为雌体交配繁殖带来一系列的直接利益(如领地保护、亲本育幼、食物及提高受精率等), 也可以为雌体带来一定的间接利益(如遗传利益及后代个体相关的利益)(Moore, 1994)。

声通讯是两栖类重要的通讯形式, 对于繁殖季节中的雄体尤其重要, 它们发出的求偶鸣声直接影响繁殖成功率(Lingnau & Bastos, 2007)。雌体通过雄体发出的特异性种属鸣声完成对同种其他雄性个体的辨别(McClelland et al, 1996; Lea et al, 2002; Krishna & Bosch, 2007)。雌体通过雄体求偶鸣声的质量和结构来做出最后的交配选择决定(Gerhardt, 1994; Pröhl, 2003; Yu & Zheng, 2009)。在无尾两栖类的性选择中, 发出低频率、高发声率、长鸣声时程、高声强以及信号复杂求偶鸣声的雄体更容易得到交配机会(Bee et al, 1999; Howard & Young, 1998; Pröhl, 2003; Wagner, 1989), 且此类鸣声能够在复杂环境中较好地传播并提高对雌体的吸引力(McClelland et al, 1996; Krishna & Bosch, 2007)。求偶鸣声(如鸣声时程)是后代生长发育的“优良基因”指标特征之一(Doty & Welch, 2001)。同时, 雄体发出求偶鸣声表示其占有某个领域, 从而使不同雄体在空间上保持距离以避免激烈的资源竞争(Ryan & Rand, 1993; Tárano, 2001; Wells, 1977)。由于求偶鸣声的种属特异性, 无尾两栖类的求偶鸣声也被用于亲缘关系鉴定及分类研究(Abrunhosa et al, 2005; Nunes et al, 2007; Heyer & Barrio-Amorós, 2009; Yu & Zheng, 2009)。因此, 了解不同物种的声信号特征有助于我们更好地理解动物通讯行为及其进化特点。

对于无尾两栖类求偶鸣声特征的种属特异性, 国外有较多的报道。国内相关研究起步较晚, 涉及～20 个物种, 分别隶属于雨蛙科(Hylidae)、蛙科(Ranidae)、树蛙科(Rhacophoridaae)、姬蛙科(Microhylidae)、盘舌蟾科(Discoglossidae)、角蟾科(Megophryidae)、锄足蟾科(Pelobatidae)、叉舌蛙科(Dicroglossidae)、负子蟾科(Pipidae)以及蟾蜍科(Bufonidae)等(Chen et al, 2011; Cui et al, 2011, 2012; Jiang et al, 1995, Huang et al, 1982; 2002; Shen et al, 2008; Wei et al, 2011, 2012; Xu et al, 2005; Yu & Zheng, 2009), 这些无尾两栖类种间鸣声特征差异与生理结构(如声囊的有无)、地理生境(如海拔)以及环境条件(如气温)等重要因素相关。

饰纹姬蛙(*Microhyla ornata*)隶属于姬蛙科(Microhylidae)姬蛙属(*Miorohyla*), 在无尾两栖类动物中属于个体较小的物种, 在国内广泛分布于西北、华中、华南、华东和西南等地(Fei et al, 2009)。迄今为止, 有关报道对该物种的鸣声特征有过描述, 但仅对少数鸣声参数进行分析。因此, 本文针对浙江丽水雄性饰纹姬蛙在繁殖季节的求偶鸣声特征进行详细分析, 并与国内外该物种不同地理种群的鸣声特征进行比较, 以期更加全面地了解饰纹姬蛙鸣声特征及其地理种群生态学信息。

1 材料与方法

2012 年 5 月 15 日 19:00—22:00, 野外录制雄性饰纹姬蛙求偶鸣声, 气温 23～25 °C。根据野外观察, 饰纹姬蛙在阴雨天的求偶活动异常明显, 它们在石堆、石缝、屋檐、路边草丛、水沟、临时水塘及地

下排水道等不同生境中发出求偶鸣声，发声个体间距为 0.5～1 m，且多数个体在同一时间内发出鸣声，一旦周围环境被干扰立即停止鸣叫，干扰消除后，又重新恢复鸣叫。因此，在室外的声音录制中，很难进行单个个体录音，为此，我们参照了 Yu & Zheng (2009)、Wei et al (2011，2012)的方法进行群体声音录制来分析本次饰纹姬蛙鸣声特征。录音笔(Sony, ICD-SX950)距离发声雄蛙个体 1～2 m，尽量不对其产生干扰。随后用手网抓捕成年雄蛙，并用数显游标卡尺(上海医疗激光公司)测量头体长(吻端至尾杆骨间距，snout-urostyle length, SUL, 0.01 mm)及用电子天平称重(赛多利斯科学仪器有限公司, TE313S-DS，北京，0.001 g)，测量后把所有雄蛙个体放归采集地。录音时离录音仪越近的个体声音越响亮，故我们用声音播放软件 Cooledit Pro 回放，选出发声节奏不同、清晰且不重叠的不同个体鸣声用于分析。用 Praat 5.1.4.3 version 软件进行声音数字化和分析，采样频率为 44 100 Hz，图像的位分辨率(bit resolution)为 16。对于每个声音文件，至少分析连续鸣声 10 个，每个鸣声的声音特征参数为时程(call duration, CD/s)、主频率(dominant frequency, DF/Hz)和声强(call intensity, CI/dB)等。对于单个鸣声的声音特征参数，主要分析脉冲数(numbers of pulses, NP)、脉冲时程(pulse duration, PD/s)、脉冲间隔(鸣声组内相邻脉冲之间的间隔，pulse interval, PI/s)和脉冲率(pulse rate, PR, pulses/s)。

数据统计用 SPSS13.0 for Windows 来进行计算，所有数据在统计前均需进行正态性和方差同质性检验。采用 *G*-test、单因子方差分析(one-way ANOVA)和 Tukey 多重比较对相关数据进行统计分析。数据用 mean±*SD* 表示，显著性水平设置 α=0.05。

2 结 果

本研究共捕获 16 只成年雄体饰纹姬蛙，其 SUL 平均值为(22.11±1.02) mm (20.46～23.88 mm)，体重为(1.55±0.23) g (1.15～1.97 g)。从 20 个声音文件中共选出 233 个有效鸣声用于分析。饰纹姬蛙鸣声的声谱图(oscillograms)和能谱图(power spectrum)见图 1。鸣声由 7 个或 9～16 个相互隔开的脉冲组成(图 1B、表 1 和表 2)。不同脉冲鸣声所观察到的频次存在显著差异(*G*-test: *G*=213.53，*df*=8，*P*<0.0001)，其中 13 脉冲鸣声出现的频次最高，为

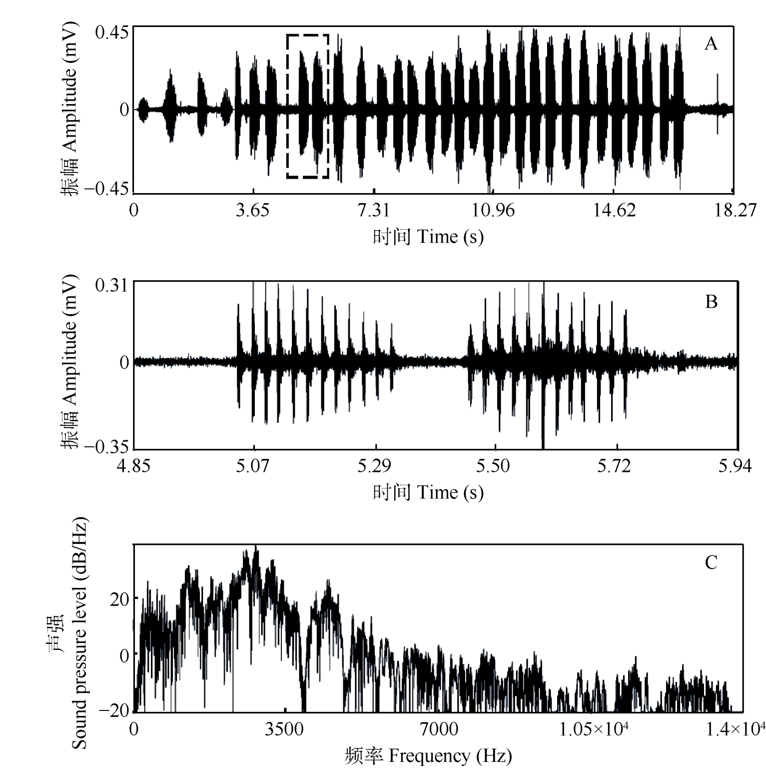


图 1 丽水饰纹姬蛙在 24.2 °C 的求偶鸣叫特征

Figure 1 Advertisement calls of *Microhyla ornate* recorded in Lishui at air temperature of 24.2 °C

A：语谱图; B：从 A 中选出的 2 个叫声的放大图以显示鸣声中脉冲数(虚框部分); C：能图谱。

A: Oscillograms; B: Two specific calls from A to showing numbers of pulses in a call; C: Power spectrum.

表 1　饰纹姬蛙求偶鸣声特征分析

Table 1　Comparative mean values of multi-pulse characteristics among different calls in male *Microhyla ornate*

参数 Parameter	鸣声时程 CD (s)	脉冲时程 PD (s)	脉冲间隔 PI (s)	脉冲率 PR (pulses/s)	鸣声主频率 DF (Hz)	鸣声声强 CI (dB)
7 脉冲鸣声 7 pulses call (n=5)	0.199±0.025^{g}	0.006±0.002	0.026±0.006^{a}	35.557±4.720^{f}	2205.216±516.692	71.147±1.110^{b}
9 脉冲鸣声 9 pulses call (n=3)	0.217±0.011^{f}	0.006±0.001	0.021±0.002^{bc}	41.564±1.989^{bd}	2660.180±244.485	69.117±2.697^{b}
10 脉冲鸣声 10 pulses call (n=12)	0.251±0.018^{f}	0.006±0.001	0.022±0.002^{b}	39.993±2.939^{cde}	2455.159±598.543	70.736±3.502^{b}
11 脉冲鸣声 11 pulses call (n=31)	0.281±0.016^{e}	0.006±0.002	0.021±0.003^{b}	39.272±2.142^{cd}	2653.391±293.874	71.732±1.798^{b}
12 脉冲鸣声 12 pulses call (n=55)	0.290±0.009^{de}	0.006±0.002	0.019 ± 0.002^{c}	41.410±1.236^{be}	2524.683±485.597	71.357±1.591^{b}
13 脉冲鸣声 13 pulses call (n=75)	0.308±0.011^{c}	0.006±0.001	0.019±0.001^{c}	42.216±1.545^{b}	2492.110±590.124	71.800±1.600^{b}
14 脉冲鸣声 14 pulses call (n=42)	0.331±0.011^{b}	0.006±0.001	0.019±0.001^{c}	42.279±1.359^{b}	2451.244±547.955	71.611±1.341^{b}
15 脉冲鸣声 15 pulses call (n=5)	0.358±0.007^{a}	0.007±0.001	0.018±0.001^{bc}	41.967±0.845^{bc}	2750.812±61.849	72.368±0.567^{b}
16 脉冲鸣声 16 pulses call (n=5)	0.290±0.056^{cde}	0.008±0.001	0.011±0.004^{d}	56.580±8.662^{a}	2769.898±42.682	80.228±3.514^{a}
Results of One Way ANOVA	$F_{8,225}$=96.654**	$F_{8,225}$=0.944^{NS}	$F_{8,225}$=23.644**	$F_{8,225}$=44.931**	$F_{8,225}$=0.840^{NS}	$F_{8,225}$=16.181**

**表示显著差异 P<0.001，上标有不同字母表示差异显著(Tukey's test, α=0.05, a>b>c>d>e>f>g), NS=差异不显著。

** Indicated significant differences at P<0.001. Types with different superscripts differ significantly (Tukey's test, α=0.05, a>b>c>d>e>f>g), NS=Not significant.

总脉冲鸣声的 32.2%(75/233)(表 1)。每个鸣声的第一个脉冲振幅较低，随后增高，到最后一个脉冲的振幅又降低，呈现振幅逐渐上升再逐渐降低的纺锤形趋势(图 1B)。含有不同脉冲数鸣声的鸣声时程(CD)、脉冲间隔(PI)、脉冲率(PR)及鸣声声强(CI)均差异显著(表 1)，而脉冲时程(PD)和鸣声主频率(DF)差异不显著(表 1)。鸣声时程(CD)随脉冲数量的增加而增大(表 1)。在单个鸣声内，多数脉冲的时程(PD)和间隔(PI)的长短都比较接近，最后一个脉冲的时程均≤其他脉冲时程(表 2)。对不同脉冲数鸣声组内的脉冲时程(PD)和脉冲间隔(PI)进一步分析发现，7 或 9～16 脉冲鸣声在各自鸣声组内不同脉冲时程(PD)之间及其间隔(PI)的比较均无显著差异，12～16 脉冲鸣声在各自鸣声组内不同脉冲时程(PD)之间的比较均差异显著，但脉冲间隔(PI)只在 13、14 和 15 脉冲鸣声组内出现显著差异(表 2), 13 脉冲鸣声组内的脉冲时程(PD)变异最大($F_{12,962}$=21.713, P<0.001，表 2)。

3　讨　论

无尾两栖类雄体鸣声特征对于交配吸引、雌体交配选择以及雄体交配成功具有重要作用(Pröhl, 2003)。我们的野外观察发现饰纹姬蛙属于爆发式繁殖行为方式，经常在雨后出现繁殖活动，包括求偶鸣叫及抱对产卵等。在本次研究中，饰纹姬蛙雄性个体在繁殖季节期间发出单一谐波鸣声结构、多脉冲(7 及 9～16 个)及振幅为纺锤形的调频(FM)型求偶鸣声，由不同数目脉冲组成的鸣声主频率大小几乎相等。进一步分析发现，除极少数鸣声主频率为 1～2 kHz(n=35)，多数鸣声主频率为 2～3 kHz(n=197)，也有少数鸣声主频率高达 4 kHz(n=1)。因此，我们认为，饰纹姬蛙的鸣声频率特征相对单纯，这可能与该物种具有单个咽下声囊有关。在鸣声的时间参数方面，鸣声时程随脉冲数的增加而增大。一般认为，鸣声时程越长，雄体得到的交配机会就越大，因此，鸣声时程被认为是个体遗传品质优越或基因优良的一个重要鸣声特征参数(Welch et al, 1998)。脉冲时程在不同脉冲数鸣声中的长短几近相等，但最后一个脉冲的时程≤其他脉冲，这可能是在结束一个鸣声的同时而准备发出下一个鸣声的发声行为方式。脉冲间隔则与鸣声时程相反，即鸣声时程越短，脉冲间隔越大。7 脉冲的鸣声脉冲间隔最大，而脉冲率最小，而 16 脉冲的鸣声脉冲间隔最小，脉冲率最大。除了 7 脉冲和 16 脉冲鸣声脉冲率分别与其他鸣声差异显著外，随着鸣声时程和脉冲数的增加，脉冲率也出现了相应的变化(表 1),如 14 脉冲鸣声的脉冲率(42.3 个/s)＞其他剩余鸣声组，但与 9、12、13 及 15 脉冲鸣声差异不显著，而

表 2 饰纹姬蛙雄性个体不同鸣声组内脉冲特征

Table 2 Comparative mean values of multi-pulses characteristics of male *Microhyla ornate* in different calls

	7 脉冲鸣声 7 pulses call (PD/PI) n=5	9 脉冲鸣声 9 pulses call (PD/PI) n=3	10 脉冲鸣声 10 pulses call (PD/PI) n=12	11 脉冲鸣声 11 pulses call (PD/PI) n=31	12 脉冲鸣声 12 pulses call (PD/PI) n=55	13 脉冲鸣声 13 pulses call (PD/PI) n=75	14 脉冲鸣声 14 pulses call (PD/PI) n=42	15 脉冲鸣声 15 pulses call (PD/PI) n=5	16 脉冲鸣声 16 pulses call (PD/PI) n = 5
第 1 脉冲 1st pulse	0.007/0.018	0.006/0.021	0.006/0.023	0.007/0.022	$0.007^{a}/0.020$	$0.007^{abcdef}/0.019^{abcd}$	$0.007^{bcd}/0.020^{ab}$	$0.007^{bc}/0.021^{a}$	$0.006^{efg}/0.013$
第 2 脉冲 2nd pulse	0.007/0.019	0.006/0.019	0.006/0.020	0.006/0.022	$0.007^{a}/0.019$	$0.007^{abcdef}/0.018^{d}$	$0.007^{bcd}/0.018^{defg}$	$0.008^{ab}/0.021^{ab}$	$0.008^{def}/0.013$
第 3 脉冲 3rd pulse	0.007/0.026	0.006/0.020	0.006/0.021	0.006/0.021	$0.007^{a}/0.020$	$0.007^{abcde}/0.019^{abcd}$	$0.007^{ab}/0.018^{cdefg}$	$0.007^{bc}/0.017^{ab}$	$0.008^{bcde}/0.010$
第 4 脉冲 4th pulse	0.006/0.024	0.005/0.022	0.006/0.021	0.006/0.021	$0.007^{a}/0.020$	$0.007^{abcdefg}/0.020^{ab}$	$0.007^{bc}/0.019^{cde}$	$0.008^{ab}/0.017^{b}$	$0.009^{abcd}/0.012$
第 5 脉冲 5th pulse	0.006/0.031	0.005/0.021	0.006/0.022	0.006/0.022	$0.007^{ab}/0.020$	$0.007^{abcdefg}/0.020^{ab}$	$0.007^{bcde}/0.019^{bcdefg}$	$0.008^{ab}/0.018^{ab}$	$0.008^{bcde}/0.012$
第 6 脉冲 6th pulse	0.005/0.036	0.006/0.021	0.006/0.022	0.006/0.020	$0.006^{a}/0.020$	$0.007^{abcdefg}/0.019^{abc}$	$0.007^{bcdef}/0.020^{bc}$	$0.006^{bc}/0.020^{ab}$	$0.008^{bcde}/0.013$
第 7 脉冲 7th pulse	0.005/-------	0.006/0.019	0.006/0.020	0.006/0.020	$0.006^{a}/0.019$	$0.007^{abcdefg}/0.019^{abcd}$	$0.006^{cdef}/0.019^{bcde}$	$0.007^{bc}/0.019^{ab}$	$0.009^{abcd}/0.011$
第 8 脉冲 8th pulse		0.006/0.021	0.006/0.021	0.007/0.020	$0.006^{a}/0.019$	$0.006^{fgh}/0.019^{abcd}$	$0.006^{def}/0.019^{bcde}$	$0.007^{bc}/0.018^{ab}$	$0.009^{abcd}/0.012$
第 9 脉冲 9th pulse		0.005/-------	0.006/0.024	0.006/0.020	$0.006^{abc}/0.019$	$0.006^{fgh}/0.019^{abcd}$	$0.006^{efg}/0.019^{bcdefg}$	$0.007^{bc}/0.017^{ab}$	$0.008^{bcde}/0.012$
第 10 脉冲 10th pulse			0.005/-------	0.006/0.022	$0.006^{abc}/0.019$	$0.006^{ghi}/0.019^{abcd}$	$0.006^{efg}/0.019^{cdefg}$	$0.007^{bc}/0.017^{ab}$	$0.008^{bcde}/0.012$
第 11 脉冲 11th pulse				0.006/-------	$0.005^{b}/0.019$	$0.006^{hi}/0.019^{abcd}$	$0.006^{fg}/0.019^{cdef}$	$0.007^{bc}/0.018^{ab}$	$0.008^{bcdef}/0.011$
第 12 脉冲 12th pulse					0.005^{c}/-------	$0.005^{i}/0.018^{cd}$	$0.006^{efg}/0.018^{cdefg}$	$0.006^{bc}/0.017^{ab}$	$0.008^{bcdef}/0.011$
第 13 脉冲 13th pulse						0.004^{j}/-------	$0.005^{gh}/0.018^{g}$	$0.006^{bc}/0.019^{ab}$	$0.008^{bcdef}/0.010$
第 14 脉冲 14th pulse							0.004^{h}/-------	$0.006^{bc}/0.018^{ab}$	$0.007^{defg}/0.008$
第 15 脉冲 15th pulse								0.004^{c}/-------	$0.006^{fg}/0.006$
第 16 脉冲 16th pulse									0.005^{g}/-------
Results of one way ANOVA	$F(PD)_{6, 28}=0.388^{NS}$ $F(PI)_{5, 29}=1.582^{NS}$	$F(PD)_{8, 18}=0.576^{NS}$ $F(PI)_{7, 16}=0.579^{NS}$	$F(PD)_{9, 110}=0.783^{NS}$ $F(PI)_{8, 99}=1.749^{NS}$	$F(PD)_{10, 330}=0.990^{NS}$ $F(PI)_{9, 300}=1.023^{NS}$	$F(PD)_{11, 648}=4.659^{**}$ $F(PI)_{10, 594}=0.865^{NS}$	$F(PD)_{12, 962}=21.713^{**}$ $F(PI)_{11, 888}=3.472^{**}$	$F(PD)_{13, 574}=16.860^{**}$ $F(PI)_{12, 533}=5.111^{**}$	$F(PD)_{14, 60}=2.580^{*}$ $F(PI)_{13, 56}=2.334^{*}$	$F(PD)_{15, 64}=5.940^{**}$ $F(PI)_{14, 60}=0.840^{NS}$

**：$P<0.001$, *：$P<0.05$，上标有不同字母表示差异显著(Tukey's-test, α=0.05, a>b>c>d>e>f>g>h>I>j), NS=差异不显著。

**: $P<0.001$, *: $P<0.05$. Types with different superscripts differ significantly (Tukey's- test, α=0.05, a>b>c>d>e>f>g>h>I>j), NS=Not significant.

与 10 及 11 脉冲鸣声差异显著(表 1)。在声强方面，我们发现除 16 脉冲鸣声与其他(7、9、10、11、12、13、14 及 15 个脉冲鸣声)所有的脉冲鸣声差异显著外，其他脉冲鸣声之间的两两比较差异不显著，这可能由于在鸣叫时出现能量损耗，且各发声个体身体状况各异(如个体大小、年龄及生理状况等)。因此，尽管能耗最大，繁殖季节期间雄体为了更容易得到交配机会，在自身能量允许的情况下仍将尽可能地发出长时程、多脉冲、高脉冲率且响亮的求偶鸣声信号(Howard & Young, 1998; Pröhl, 2003; Welch et al, 1998)。本研究发现 13 脉冲鸣声出现的频次最高，故推测 13 脉冲鸣声可能是饰纹姬蛙在求偶鸣叫行为过程中经权衡后的最佳选择鸣声。

另外，本研究结果与已发表文献中的其他地理种群饰纹姬蛙鸣声特征的比较分析结果出现不同程度的差异(表 3)。饰纹姬蛙鸣声特征存在一定程度地理变异的主要原因，首先，可能是由于不同地理种群的个体形态特征存在差异所致。一般认为，个体越大(如 SUL 和体重)，鸣声频率越低，时程越长，脉冲率越高，在繁殖季节的交配选择、资源占有或雄雄竞争中处于有利地位(Tárano, 2001)。在与所获得的文献数据的比较中，虽然丽水饰纹姬蛙种群的 SUL＜印度三个种群的 SUL(22.1 mm vs 23.6 mm)，但丽水种群的鸣声时程和脉冲率均＞该三个种群(0.299 s vs 0.28 s/0.29 s/0.24 s 以及 41.7 vs 35.9/38.1/35.4)，而脉冲间隔＜该三个种群(0.019 s vs 0.28 s/0.26 s/0.28 s)，因此，在饰纹姬蛙中并不存在个体形态(SUL)越大，鸣声时程越长及脉冲率越大这一特征。此外，丽水种群的脉冲率在所有比较种群中最高，宣城种群最低；宣城种群鸣声时程最大，Bajipe 种群最小；6 个比较种群的鸣声主频率和脉冲数均存在一定程度的重叠。其次，与录音时的环境因素差异有关，鸣声特征参数容易受到各种环境因素的影响(如天气温度会通过影响个体体温进而影响其发声行为)(Giacoma et al, 1997; Howard & Young, 1998; Navas & Bevier, 2001; Pröhl, 2003; Yu & Zheng, 2009)。本次研究的声音录制在 5 月中旬(气温 24.2 °C)，杭州种群为 6 月中、下旬(未有气温报道)，Karnoor、Bajipe、Padil 的录音时间分别 8 月初(气温 25.5 °C)、7 月中旬(气温 25.5 °C)和 7 月下旬(气温 27 °C)。我们发现尽管 Karnoor 和 Bajipe 的气温一致，但其部分鸣声特征参数(如脉冲率)仍存在差异。因此，我们推测饰纹姬蛙的鸣声特征参数可能存在一定的地理变异。此外，各研究的声音分析方法不同也可能是导致鸣声特征参数存在差异的原因。最后，由于不同地区的地理环境有所差异(如气候、降水情况及个体扩散能力等)，种群个体的局部适应(local adaption)，即种群个体为了适应当地气候和环境而形成特定的种群遗传特征也可能导致不同地理种群鸣声特征差异的形成(Hernández et al, 2010)。因此，要全面了解饰纹姬蛙鸣声特征的地理变异，我们需要利用种群地理学和系统发育学方面的数据进一步进行阐释。

表 3　不同地理种群饰纹姬蛙的鸣叫特征比较

Tab. 3　Courtship calls of different geographical populations in *Microhyla ornate*

	中国 China			印度 India (Kuramoto & Joshy, 2006)		
	杭州 Hangzhou (Jiang et al, 1995)	宣城 Xuancheng (Huang et a,1982)	丽水 Lishui (本研究)	Karnoor	Bajipe	Padil
每声平均总持续时间 Call duration (s)	0.31±0.23	2.40	0.30±0.03	0.28±0.02	0.29±0.02	0.24±0.02
脉冲个数(个) No. pulses in call (calls)	11−13	15−16	7−16	11.1±0.9	12.1±0.6	9.6±0.6
脉冲率 Pulse rate (pulses/s)	36.2	6.6	41.7±3.3	35.9±1.1	38.1±1.1	35.4±1.1
脉冲间隔 Pulse interval (s)	—	—	0.019±0.002	0.028±0.001	0.026±0.001	0.028±0.001
脉冲时程 Pulse duration (s)	0.016	0.005	0.006±0.001	—	—	—
鸣声主频率 Dominant frequency (kHz)	1.4	2.8−2.9	2.5±0.5	1−4	1−4	1−4

致谢：本文野外工作得到了魏洁同学的帮助，武汉大学赵华斌教授、广东昆虫研究所张礼标研究员以及丽水学院丁国骅博士对论文初稿提出了修改意见，在此一并致谢。

参考文献：

Abrunhosa PA, Pimenta BVS, Cruz CAG, Haddad CFB. 2005. Advertisement calls of species of the *Hyla albosignata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arq Mus Nac: Rio de Janeiro,* **63**(2): 275-282.

Bee MA, Perrill SA, Owen PC. 1999. Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **45**(3-4): 177-184.

Borgia G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*): an experimental analysis. *Animal Behavior,* **33**(1): 266-271.

Chen Q, Cui JG, Fang GZ, Brauth SE, Tang YZ. 2011. Acoustic analysis of the advertisement calls of the music frog, *Babina daunchina*. *Journal of Herpetology,* **45**(4): 406-416.

Cui JG, Tang YZ, Narins PM. 2012. Real estate ads in Emei music frog vocalizations: female preference for calls emanating from burrows. *Biological Letter,* **8**(3): 337-340.

Cui JG, Song XY, Fang GZ, Xu F, Brauth SE, Tang YZ. 2011. Circadian rhythm of calling behavior in the Emei music frog (*Babina daunchina*) is associated with habitat temperature and relative humidity. *Asian Herpetology Research,* **2**(3): 149-154.

Doty GV, Welch AM. 2001. Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray tree frogs (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **49**(2-3): 150-156.

Fei L, Hu SQ, Ye CY, Huang YZ. 2009. Fauna Sinica Amphibia, Vol. 2, Anura. Beijing: Science Press (in Chinese).

Gerhardt HC. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics,* **25**(1): 293-324.

Giacoma C, Zugolaro C, Beani L. 1997. The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*): variability and role in mate choice. *Herpetologica,* **53**(4): 454-464.

Hernández M, Alonso R, Ariel-Rodríguez A. 2010. Advertisement call of *Peltophryne florentinoi* (Anura: Bufonidae), an endemic toad from Zapata Swamp, Cuba. *Amphibia-Reptilia,* **31**(2): 265-272.

Heyer WR, Barrio-Amorós CL. 2009. The advertisement calls of two sympatric frogs, *Leptodactylus lithonaetes* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) and *Pristimantis vilarsi* (Amphibia: Anura: Strabomantidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington,* **122**(3): 282-291.

Houtman AM. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proc R Soc Lond B,* **249**(1324): 3-6.

Howard RD, Young J R. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Anim Behav,* **55**(5): 1165-1179.

Huang ZJ, Shang EC, Wang YY. 1982. Analysis of frequency spectrum in frogs. *Biol Sci Dyn,* **2**: 9-11(in Chinese)

Jiang JP, Xie F, Fei L, Ye CY, Zheng MQ. 2002. Mating calls of six forms of pelobatid in Wawu mountain national forest park, Sichuan, China (Anura: Pelobatidae). *Zool Res,* **23**(1): 89-94.

Jiang SR, Ding P, Zhuge Y. 1995. The comparative study on the characteristics of calling songs of three frog species. *Zool Res,* **16**(1): 75-81 (in Chinese).

Krishna SN, Bosch J. 2007. The breeding behaviour and advertisement calls of the tree-hole breeding frog *Ramanella Montana* (Microhylidae) in the Western Ghats, S. India. *Acta Zool Sin,* **53**(3): 575-578.

Kuramoto M, Joshy SH. 2006. Morphological and acoustic comparisons of *Microhyla ornata*, *M. fissipes*, and *M. okinavensis* (Anura: Microhylidae). *Curr Herpet,* **25**(1): 15-27.

Lea J, Dyson M, Halliday T. 2002. Phonotaxis to advertisement calls by midwife toads (*Alytes muletensis*) is not necessarily related to mating. *Amphibia-Reptilia,* **23**(2): 151-159.

Lingnau R, Bastos RP. 2007. Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae): repertoire and influence of air temperature on advertisement call variation. *J Nat His,* **41**(17-20): 1227-1235.

McClelland BE, Wilczynski W, Ryan MJ. 1996. Correlations between call characteristics and morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *J Exp Biol,* **99**(9): 1907-1919.

Moore AJ. 1994. Genetic evidence for the “good genes” process of sexual selection. *Behav Ecol Sociobiol,* **35**(4): 235-241.

Navas CA, Bevier CR. 2001. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica,* **57**(3): 384-395.

Nicoletto PF.1993. Female sexual response to condition-dependent ornaments in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Anim Behav,* **46**(3): 441-450.

Norris K. 1993. Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits *Parus major*. *Nature,* **362**(6420): 537-539.

Nunes I, Sampaio RS, Juncá FA. 2007. Advertisement calls of four Hylid frogs from the state of Bahia, Northeastern Brazil (Amphibia, Anura, Hylidae). *South Am J Herpet,* **2**(2): 89-96.

Parri S, Alatalo RV, Kotiaho J, Mappes J. 1997. Female choice for male drumming in the wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Anim Behav,* **53**(2): 305-312.

Pröhl H. 2003. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the strawberry poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology,* **109**(4): 273-290.

Reynolds JD, Gross MR. 1992. Female mate preference enhances offspring growth and reproduction in a fish, *Poecilia reticulata*. *Proc R Soc Lond B,* **250**(1327): 57-62.

Ritchie MG, Couzin ID, Snedden WA. 1995. What’s in a song? Female bushcrickets discriminate against the song of older males. *Proc R Soc Lond B,* **262**(1363): 21-27.

Robertson JGM. 1986. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Anim Behav,* **34**(3): 773-784.

Ryan MJ. 2001. Anuran Communication. Washington: Smithsonian Institution Press.

Ryan MJ, Rand AS. 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution,* **47**(2): 647-657.

Shen JX, Feng AS, Xu ZM, Yu ZL, Arch VS, Yu XJ, Narins PM. 2008. Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls. *Nature,* **453**(7197): 914-916.

Tárano Z. 2001. Variation in male advertisement calls in the neotropcial frog *Physalaemus enesefae*. *Copeia,* **4**: 1064-1072.

von Schantz T, Göransson G, Andersson G, Fröberg I, Grahn M, Helgée A, Wittzell H. 1989. Female choice selects for a viability-based male trait in pheasants. *Nature,* **337**(6230): 166-169.

Wagner WE Jr. 1989. Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal responses to opponent proximity and size. *Anim Behav,* **38**(6): 1025-1038.

Wei L, Lin ZH, Ma XM, Zhao LH, Ma XH. 2011. Acoustic characteristics of the tiger frog, *Hoplobatrachus rugulosus*, during the breeding season. *Zool Res,* **32**(4): 456-460.

Wei L, Zhao LH, Ma XH, Fan XL, Ma XM, Lin ZH. 2012. Advertisement call variability in the black-spined toad *Bufo melanostictus* (Anura: Bufonidae) during the breeding season in Lishui, Zhejiang, China. *Asian Herpet Res,* **3**(2): 157-162.

Welch AM, Semlitsch RD, Gerhardt HC. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science,* **280**(5371): 1928-1930.

Wells KD. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Anim Behav,* **25**(3): 666-693.

Xu JX, Xie F, Jiang JP, Mo YM, Zheng ZH. 2005. The acoustic features of the mating call of 12 anuran species. *Chn J Zool,* **40**(3): 12-19 (in Chinese).

Yu BG, Zheng RQ. 2009. The advertisement call of the giant spiny frog *Paa spinosa*. *Curr Zool,* **55**(6): 411-415.

Zahavi A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J Theo Biol,* **53**(1): 205-214.